

Production primaire et activité bactérienne hétérotrophe potentielle au sein d'un lac eutrophe (lac d'Aydat, Puy-de-Dôme)

Primary production and
potential heterotrophic bacterial activity in
an eutrophic lake
(lake Aydat, Puy-de-Dôme)

L. ALEYA, J. DEVAUX, O. MARVALIN (1)

RÉSUMÉ

La production primaire phytoplanctonique et l'activité hétérotrophe bactérienne ont été étudiées parallèlement sur le lac d'AYDAT en 1985. L'activité photosynthétique, mesurée au alentours du midi solaire évolue entre 10 et 141 mg C m⁻²h⁻¹, le maximum étant atteint en juillet. La vitesse maximale, V max, d'assimilation de glucose par les bactéries, (en présence de concentrations de traceur non limitantes) se situe entre 0,06 - 1,26 mg C m⁻²h⁻¹. Le compartiment phytoplanctonique, de par sa production, semble être l'un des éléments régulateurs de l'activité hétérotrophe bactérienne en zone épilimnique.

Mots-clés : lac, phytoplancton, bactéries, production primaire, activité hétérotrophe.

SUMMARY

The seasonal distributions of phytoplanktonic primary production and bacterial heterotrophic potentials (using respectively ¹⁴C and ¹⁴Glucose incorporations) were studied in a eutrophic

(*) Cette étude a été réalisée grâce au financement accordé par le CNRS dans le cadre du GRECO LACS 81 et le PIREN.

(1) Laboratoire de Zoologie UA CNRS 138, GRECO n°81 Fonctionnement des Systèmes Lacustres, Université de Clermont-Ferrand II, B.P. 45, 63170 Aubière, France.

lake (Lake Aydat, Massif Central, France).

Primary production and bacterial heterotrophic potentials vary respectively from 10 to 141 mg.C.m⁻².h⁻¹ and from 0,06 to 1,26 mg.C.m⁻².h⁻¹.

The comparative evolution of these two activities in relation to the temperature shows that the general idea about "the temperature - bacterial development" model seems to be insufficient when the investigation takes place in a complex ecosystem such as Lake Aydat. Indeed, the phytoplanktonic compartment, apart from its production, seems to be one of the regulating elements of the heterotrophic bacterial activity whose variations cannot be explained by changes in temperature alone.

In spite of the significant correlation obtained between bacterial activity and temperature, we should consider that the influence of this abiotic parameter on the bacterial development is an indirect one.

Key-words : lake, phytoplankton, bacteria, primary production, heterotrophic activity.

INTRODUCTION

L'activité hétérotrophe et tout spécialement celle associée au métabolisme bactérien constitue un processus essentiel, indispensable au fonctionnement de tout écosystème en permettant la remise à disposition des producteurs de la matière minérale nécessaire à leur développement.

Au sein des écosystèmes lacustres, la compréhension des modalités de régulation de l'intensité de cette activité reminéralisatrice au niveau du bactérioplancton a suscité de nombreuses recherches d'où se dégagent deux hypothèses principales. La première attribue un rôle prépondérant à la température des eaux dont l'élévation stimulerait les activités enzymatiques bactériennes (ROBINSON et BRANDT, 1975 ; KATO, 1985). La seconde relie plutôt cette fonction à l'intensité de l'activité photosynthétique du phytoplancton (BELL et SAKSHAUG, 1980) celui-ci offrant aux bactéries le substrat organique nécessaire à leur développement tant par ses excréments que par la lyse des cellules sénescents (MEFFERT et OVERBECK, 1979 ; JONES *et al.*, 1983).

Si du strict point de vue physiologique il paraît clair que les deux processus doivent l'un et l'autre influencer notablement l'intensité de l'assimilation du glucose marqué, il semble possible qu'un rôle prépondérant soit attribuable à l'un ou l'autre, la nature de celui-ci pouvant vraisemblablement différer selon les écosystèmes.

Le présent travail, à caractère préliminaire, réalisé dans le cadre d'un vaste projet pluridisciplinaire visant à modéliser les processus fondamentaux régissant le fonctionnement des écosystèmes lacustres porte sur l'étude du déterminisme de la régulation de l'activité hétérotrophe, du bactérioplancton de la zone euphotique d'un petit lac eutrophe du Massif-Central français : le lac d'Aydat.

PRÉSENTATION DU SITE

Formé par le barrage de la vallée d'une petite rivière ; la Veyre, par les coulées volcaniques issues des Puy de la Vache et de Lassolas cette pièce d'eau située à 825 m d'altitude couvre une superficie de 60 ha (figure 1) pour une profondeur maximale de 15,5 m (tableau 1).

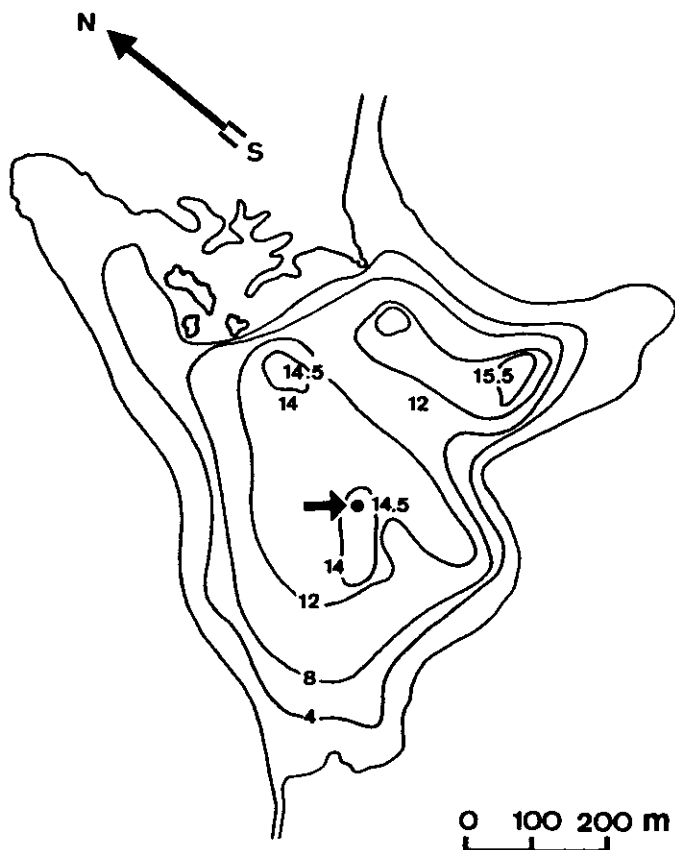


Figure 1.- Carte bathymétrique du lac d'Aydat.

Figure 1.- Bathymetric map of lake Aydat.

Tableau 1.- Caractéristiques morphométriques du lac d'Aydat d'après MILLERIOUX (1976).

Table 1.- Morphometric characteristics of Lake Aydat.

Altitude du plan d'eau	825 m
Superficie (s)	$6.03.10^5 \text{ m}^2$
Volume	4145000 m^3
Longueur	1175 m
Largeur	456 m
Profondeur maximale (zm)	15.50 m
Profondeur moyenne (z)	7.40 m
z/zm	0.48
Ligne de rivage	5000 m
Surface du bassin versant	3.10^7 m^2
Creux du lac (zm/ \sqrt{s})	0.020 m

MÉTHODOLOGIE

Les échantillons d'eau destinés aux mesures des activités hétérotrophe potentielle et photosynthétique ont été récoltés chaque semaine d'avril à novembre 1985 au point central du lac aux profondeurs 0, 1, 2 et 4 mètres à l'aide d'une bouteille fermante de type Van DORN en PVC opaque modifiée pour opérer horizontalement en raison de l'importante stratification verticale des eaux (ALAOUI et SIRIKI, 1985).

Les mesures d'activité photosynthétique ont été réalisées selon la méthode de STEEMANN-NIELSEN (1952). A chaque niveau d'échantillonnage, 2 flacons transparents à la lumière et un opaque d'une contenance de 125 cm^3 sont inoculés avec $0,5 \text{ cm}^3$ d'une solution de Carbonate de Sodium ^{14}C (correspondant à une activité de 92,5 KBq) puis replacés en incubation *in situ* durant 3 heures aux alentours du midi solaire. En fin d'incubation une fraction aliquote de chaque flacon, variable selon la densité algale (10 à 20 cm^3), a été filtrée sans délais afin de minimiser les pertes par excrétion et respiration d'une fraction du carbone assimilé.

L'activité hétérotrophe a été estimée par le biais de la vitesse de dégradation d'une molécule organique simple (BERLAND *et al.*, 1976) en l'occurrence le glucose ^{14}C selon la méthode de HOBBIIE et WRIGHT (1965) et WRIGHT et HOBBIIE (1966). La réalisation de cinétiques de type Michaelis - Menten à partir de concentrations croissantes en substrat a permis d'estimer une vitesse maximale potentielle d'assimilation (V_{max}) considérée par la suite comme une mesure indirecte de l'activité enzymatique potentielle de la communauté bactérienne (WRIGHT, 1978). En pratique les échantillons récoltés à chaque profondeur étudiée sont immédiatement préfiltrés sur un filet de $63 \mu\text{m}$ de vide de maille, afin d'éliminer la plus grande part du zooplancton, puis répartis dans 6 séries de

3 piluliers chacune, à raison de 20 cm³ par flacon. La première série est immédiatement fixée par adjonction de formaldéhyde (concentration finale 2 %) afin d'estimer la part relative de la fixation non biologique du traceur radioactif. Dans les cinq autres séries de triplicats sont ajoutées des quantités croissantes d'une solution de D ¹⁴C glucose (activité spécifique 9,25 MBq/mM) les concentrations finales en traceur radioactif variant de 0,0084 à 1,65 µg ¹⁴C/L. Les échantillons sont ensuite mis en incubation à l'obscurité, *in situ*, pour une période de 4 heures, (DUFOUR *et al.*, à paraître). Après incubation les échantillons sont fixés au formol alcalin (concentration finale 2 %). Les cellules bactériennes sont ensuite recueillies sur membrane filtrante en acétate de cellulose (SARTORIUS porosité 0,2 µm) par filtration sous vide (dépression inférieure à 120 mm de mercure).

De retour au laboratoire, les filtres sont placés dans 4,5 ml de Cocktail Ready Solv EP Beckmann leur radioactivité étant mesurée à l'aide d'un compteur à scintillation liquide Beckmann LS 9600.

Les résultats présentés ici ne se rapportent qu'aux seules vitesses d'assimilation du substrat (V.max), sans prendre en compte l'importance des pertes par respiration. Celles-ci mesurées par ailleurs représentent en moyenne, sur l'ensemble de l'année, 30 % des valeurs d'assimilation.

RÉSULTATS

Activité photosynthétique

L'examen des profils verticaux d'activité photosynthétique (figure 2) met en évidence l'existence de valeurs maximales dans la zone 0-2 m confirmant ainsi le caractère eutrophe attribué à ce lac par MILLERIOUX (1976) et ALAOUI et SIRIKI (1985).



Figure 2.- Profils verticaux d'activité photosynthétique (P : Profondeurs d'échantillonnage ; S : Nombre de sorties réalisées).

Figure 2.- Vertical profiles of photosynthetic activity (P : depths ; S : samplings).

L'évolution temporelle des valeurs exprimées par unité de surface (figure 3) permet d'identifier sept grandes périodes d'intensification du processus correspondant aux phases de développement des principaux peuplements caractérisant la communauté phytoplanctonique du lac, (ALEYA, en préparation).

□ En avril, lors du développement de la Diatomée *Melosira italica* subsp *subarctica* et des Pyrrophytes *Cryptomonas ovata* et *C. caudata*, la production primaire atteint un premier maximum de $84 \text{ mg C assimilés m}^{-2} \text{ h}^{-1}$.

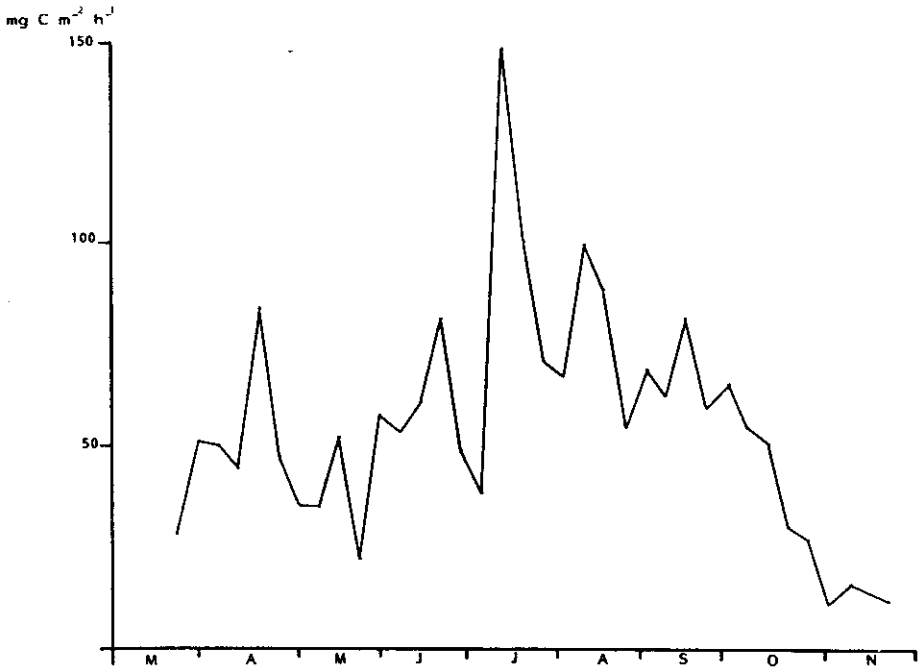


Figure 3.- Evolution temporelle des valeurs intégrées de l'activité photosynthétique, en zone 0-4 mètres, exprimées par unité de surface ($\text{mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$).

Figure 3. - Temporal distribution of the photosynthetic integrated values, in the 0-4 m zone.

□ A la mi-mai, la Cyanophycée *Anabaena flos-aquae* présente une phase de croissance très fugace, caractérisée par une activité photosynthétique voisine de $50 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$.

□ En juin l'activité photosynthétique croît à nouveau pour atteindre $82 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ lors du développement de la Cyanophycée *Anabaena spiroïdes*.

□ C'est en juillet que l'assimilation photosynthétique de Carbone présente la plus forte valeur mesurée avec $141 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Le peuplement est

alors dominé par les Chlorophycées *Sphaerocystis schroeteri* et *Chodatella ciliata* accompagnées par les Diatomées *Cyclotella catenata* et *C. glomerata* et la Cyanophycée *Anabaena macrospora*.

□ La cinquième période caractérisée par des valeurs de production primaire atteignant $100 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, en août, correspond au développement des Chlorophycées *Coelastrum microporum* et *C. cambricum*.

□ De début septembre à début octobre, le peuplement phytoplanctonique est dominé par les Cyanophycées *Gomphosphaeria lacustris* et *Anabaena macrospora*. L'activité photosynthétique atteint $80 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$.

□ La septième et dernière phase est caractérisée par une diminution rapide et constante de la production primaire, de la mi-octobre à la fin novembre, où les valeurs s'abaissent jusqu'à $10 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ en liaison avec la période automnale de circulation des eaux.

Activité bactérienne hétérotrophe potentielle

Tout au long de notre étude nous avons noté une très grande homogénéité des valeurs obtenues au sein des triplicats, tant au niveau des échantillons que des témoins, la fixation non biologique du traceur radioactif estimée à l'aide de ces derniers représentant entre 1 et 9 % de l'assimilation.

0 c.s $\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$



Figure 4.- Profils verticaux d'activité hétérotrophe potentielle (P : Profondeurs d'échantillonnage ; S : Nombre de sorties réalisées).

Figure 4.- Vertical profiles of potential heterotrophic activity (P : depths ; S : samplings).

Les profils verticaux des valeurs de V_{\max} (figure 4) mettent en évidence une très importante variabilité spatiale et temporelle pour ce paramètre dont les valeurs extrêmes mesurées au cours de cette étude vont de $0,001 \text{ Mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ le 12 novembre en surface à $0,26 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ le 2 septembre à 1 m. Ces résultats correspondent aux valeurs classiquement rapportées dans la littérature, (HOBBIE et WRIGHT, 1965 ; WRIGHT, 1978 ; KATO, 1985), qui se situent en moyenne entre $0,001$ et $0,35 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$.

Exprimée par unité de surface sur la colonne d'eau 0-4 m, l'activité hétérotrophe potentielle présente des périodes d'intensification, les

valeurs atteignant $0,48 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ le 16 avril ; $0,50$ le 21 mai ; $1,08$ le 16 juillet ; $0,75$ le 13 août ; $1,26$ le 2 septembre ; $0,82$ le 1er octobre et $0,33$ le 29 octobre (figure 5). Il est à remarquer que ces pics ne correspondent pas à une élévation générale des valeurs mesurées sur l'ensemble de la colonne d'eau mais le plus souvent à la seule augmentation d'une valeur ponctuelle comme cela apparaît à l'examen des profils verticaux (figure 4).

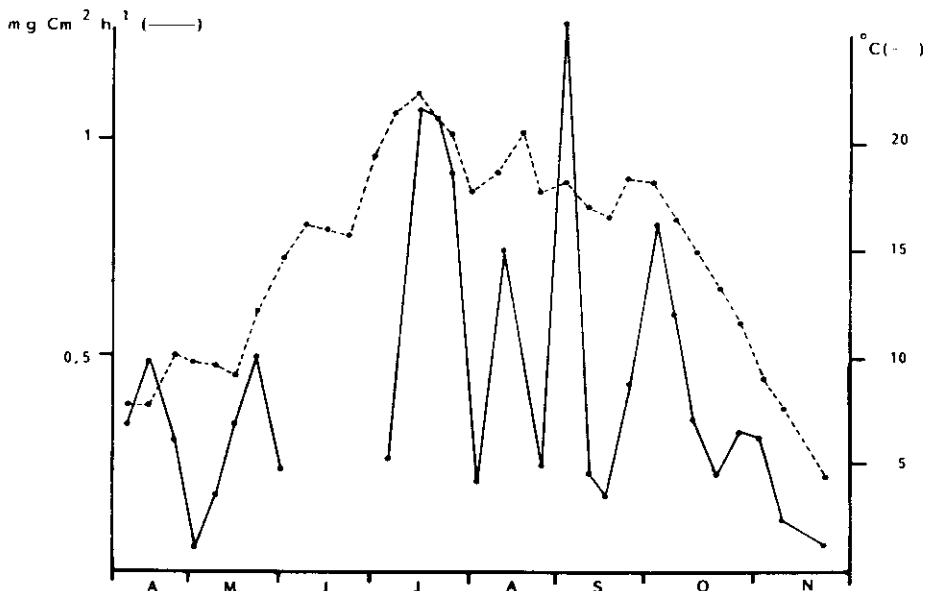


Figure 5.- Evolution temporelle des valeurs intégrées de l'activité hétérotrophe potentielle (—) et de la température (---), en zone 0-4 mètre, exprimées par unité de surface ($\text{mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$).

Figure 5.- Temporal distribution of integrated values of potential heterotrophic activity (—) and temperature (---), in the 0-4 m zone.

DISCUSSION

Au vu de nos résultats, il apparaît que c'est en période estivale alors que la température des eaux est la plus élevée que l'activité hétérotrophe potentielle présente ses valeurs maximales (figure 5). Ceci se traduit par l'existence d'une corrélation linéaire hautement significative ($r = 0,591$ pour 26 ddl, $p = 0,01$) entre les deux paramètres. Si une telle relation statistique a été rapportée par de nombreux auteurs dont ROBINSON et BRANDT (1975) ; ALBRIGHT (1977) ; KATO (1985), il nous semble hasardeux dans le cas présent de conclure sur cette seule base à un rôle prépondérant de la température sur la régulation de l'activité métabolique du bactérioplancton. Nous avons en

effet précédemment montré l'existence fréquente d'une importante variabilité verticale des valeurs de V_{max} alors que le gradient thermique mesuré dans les quatre premiers mètres de la colonne d'eau apparaît faible et qu'il n'existe pas d'importantes fluctuations des effectifs microbiens entre les profondeurs échantillonnées lors d'une même campagne (MARVALIN à paraître).

Pour tenter d'aller plus avant dans l'interprétation des résultats obtenus, nous avons recherché s'il existait une éventuelle relation entre les activités photosynthétique du phytoplancton et hétérotrophe potentielle du bactérioplancton. Il apparaît en effet, d'après les travaux de MEFFERT et OVERBECK (1979) ; BELL (1983) ou FEUILLADE *et al.*, (1986) que l'intensité de l'activité enzymatique des bactéries pélagiques est largement dépendante de l'importance des excréctions algales. Les substances excrétées, généralement de faible poids moléculaire sont en effet susceptibles d'être métabolisées très rapidement par les bactéries (CHROST et FAUST, 1983).

L'évolution temporelle des valeurs de production primaire et de V_{max} mesurées au sein de la zone 0-4 m apparaît très semblable (figure 6) ce qui se traduit statistiquement par l'existence d'une corrélation linéaire hautement significative ($r = 0,645$ pour 26 ddl, $p = 0,01$) entre les deux paramètres. Si une telle corrélation ne peut prétendre établir de liens de causalité entre processus (elle ne traduit que des relations de concomitance) et bien qu'aucune mesure relative à l'excrétion phytoplanctonique n'ait été effectuée durant notre étude, ce résultat est à rapprocher d'un certain nombre de données de la littérature attribuant un rôle prépondérant à l'activité photosynthétique du phytoplancton sur l'intensité du métabolisme hétérotrophe potentiel de la communauté bactérienne pélagique (BELL et SARKSHAUG, 1980 ; PEDROS-ALJO et BROCK, 1982).

Si cette hypothèse nous apparaît bien comme la plus vraisemblable dans l'exemple étudié ici, l'examen détaillé de nos résultats permet de mettre en évidence l'existence d'un certain nombre de phénomènes susceptibles de moduler les relations fonctionnelles entre intensités de la photosynthèse et du métabolisme bactérien potentiel. Les profils d'évolution temporelle des deux processus présentent en effet trois périodes de discordance.

□ Le 21 mai, l'intensification de l'activité hétérotrophe potentielle est concomitante d'une diminution brutale de l'activité photosynthétique. L'interprétation de ce phénomène est à rechercher dans la nature et l'état physiologique des Cyanophycées (*Anabaena flos-aquae*) constituant à cette période l'essentiel du peuplement phytoplanctonique. L'analyse du pool des Adenosines 5'-phosphate de cette population (ALEYA et EL MAGOURI, à paraître) et le calcul de sa charge énergétique selon ATKINSON (1968) font apparaître un état de senescence très marqué. Or les études réalisées sur ce lac par AMBLARD (1986) lors d'un précédent cycle annuel d'observations mettent en évidence une élévation subite des concentrations en ATP dissous à la mort des populations de Cyanophycées. Ce phénomène qui n'est pas retrouvé dans le cas d'un peuplement à Diatomées dominantes est interprété par cet auteur comme le signe d'une lyse rapide des cellules d'Algues bleues après leur mort conformément aux premières hypothèses de JEWSON et DOKULIL (1982). Cette libération subite d'un stock important de composés organiques stimule bien évidemment le métabolisme bactérien.

□ En l'absence de données relatives à l'activité hétérotrophe potentielle en juin lors du développement d'un second peuplement phytoplanctonique

à Cyanophycées dominantes (*Anabaena spiroides*) il faut attendre la période allant de début septembre à la mi-octobre pour retrouver une telle situation. Le peuplement algal est alors dominé par *Gomphosphaeria lacustris* et *Anabaena macrospora* et c'est très certainement à la lyse rapide des cellules senescentes qu'il faut attribuer les valeurs très élevées de l'activité hétérotrophe potentielle mesurée les 2 et 24 septembre. Toutefois, les 10 et surtout 17 septembre, alors que l'activité photosynthétique s'intensifie ces valeurs s'abaissent brutalement alors qu'à l'examen microscopique aucune modification importante n'est notée dans la composition spécifique du peuplement phytoplanctonique et que la température des eaux n'évolue pas de manière significative. Deux hypothèses non exclusives peuvent être envisagées pour interpréter cette ambiguïté.

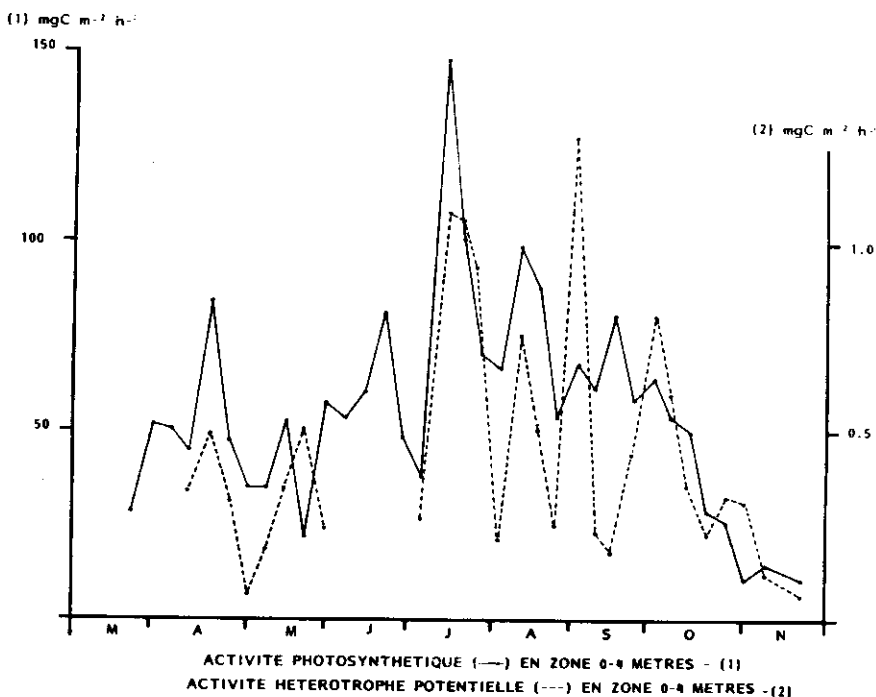


Figure 6.- Valeurs intégrées des activités photosynthétique et hétérotrophe potentielle en zone 0-4 mètres, exprimées par unité de surface ($\text{mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$)..

Figure 6.- Distribution of integrated values of the photosynthetic and potential heterotrophic activities, in the 0-4 m zone.

□ La biomasse algale estimée à partir des dénombrements cellulaires et du calcul des biovolumes spécifiques atteint à cette période sa valeur minimale contrairement à ce qui est observé pour les valeurs déduites des teneurs en ATP qui augmentent les 10 et 17 septembre (EL MAGOURI, à paraître). A partir de filtrations différentielles nous avons dans ce dernier cas pu associer cette élévation de la biomasse globale au seul développement de la fraction nanoplanctonique ($< 12 \mu$). Cette classe de taille n'est pas prise en considération lors des dénombrements cellu-

lares, cela apparaît comme un phénomène relativement classique, les microflagellés qui la compose pour l'essentiel étant le plus souvent très mal conservés par les fixateurs usuels. Si l'intensification des processus photosynthétiques est très vraisemblablement lié au développement de ces algues nous ne pouvons qu'envisager l'existence de caractéristiques métaboliques particulières n'assurant qu'une faible excretion dans le milieu de substances organiques ce qui limiterait l'importance du stock de matière utilisable par le compartiment bactérien.

- L'analyse microscopique de nos échantillons nous a permis de constater l'apparition à cette période d'un très grand nombre de Protozoaires Ciliés : *Spirostomum teres*, *Frontonia parvula*, *Loxodes magnus*, *Dexiotricha plagea*, *Strombilidium gyrans*. Tant par leur rôle de compétiteur au niveau de l'exploitation de la matière organique détritique que par leur pression de prédation directe sur le peuplement bactérien, dont les effectifs s'abaissent brutalement (MARVALIN, à paraître) ces organismes sont donc susceptibles d'entraîner une diminution rapide de l'activité hétérotrophe potentielle.

- La troisième phase de discordance entre les valeurs des activités photosynthétiques et hétérotrophes apparaît les 29 octobre et 5 novembre. A cette époque, le métabolisme phytoplanctonique est fortement perturbé en raison de la diminution de l'énergie lumineuse incidente et surtout de l'instauration de la période automnale de brassage. C'est au moment où ce processus de circulation des eaux atteint la thermocline (très marquée dans ce lac) que nous notons une légère augmentation de l'activité hétérotrophe potentielle, et ce malgré la disparition du phytoplancton. Cette reprise de l'activité bactérienne, alors que la température diminue fortement (7-9 °C) est vraisemblablement due à une remontée de matières organiques depuis la zone profonde dans la zone épilimnique, entraînant ainsi une augmentation des concentrations en substrat disponible.

CONCLUSION

Il nous apparaît donc, au terme de cette étude, que si de nombreux paramètres (lyse rapide de certains peuplements algaux, développement de population de Protozoaires Ciliés, remontée de matière organique particulière depuis les couches profondes) sont susceptibles de modifier ponctuellement l'intensité du métabolisme hétérotrophe potentiel des communautés bactériennes, ce dernier est apparemment moins affecté par les faibles températures, que par les concentrations en substrat du milieu. De plus, à Aydat, il semble que l'activité photosynthétique du phytoplancton puisse être considérée comme le principal facteur de régulation de ce processus. La prise en compte simultanée de l'activité photosynthétique et de la température au sein d'une corrélation multiple reliant ces deux paramètres aux valeurs de V_{max} fait toutefois apparaître un coefficient de corrélation supérieur ($r = 0,700$) à ceux précédemment obtenus pour chaque paramètre considéré isolément. Toutefois, dans ce lac eutrophe où durant notre cycle d'observation aucun élément nutritif (N, P, Si, mesurés par ailleurs), ne semble avoir limité de manière drastique le développement algal, c'est très certainement l'énergie lumineuse incidente qui a exercé l'influence la plus déterminante sur l'intensité de l'activité photosynthétique. Les fortes illuminations sont alors à associer aux périodes où les eaux présentent bien évidemment

leurs températures maximales. Dans ces conditions, la relation statistique existant ici entre potentiel hétérotrophe et température pourrait être considérée comme indirecte.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALAOUI M., SIRIKI D. (1985). Dynamique des populations et évolution métabolique du phytoplancton d'un lac eutrophe (Lac d'Aydat, Puy-de-Dôme, France). Thèse de 3ème cycle, Université de Clermont II, 206 pp..
- ALBRIGHT L.J. (1977). Heterotrophic bacterial dynamics in the lower Fraser River, its estuary and Georgia Strait, British Columbia. *Canada. Mar. Biol.*, 39: 201-211.
- AMBLARD C. (1986). Les nucléotides adényliques : intérêts pour l'étude de la biomasse, de l'activité métabolique et de la structure des peuplements phytoplanc-toniques lacustres. Thèse Doct. d'état, Université de Clermont II, 317 pp..
- ATKINSON D.E. (1968). The energy charge of the Adenylate Pool as a regulatory parameter. Interaction with Feedback Modifiers. *Biochem.*, 7: 4030-4034.
- BELL W.H. (1983). Bacterial utilization of algal extracellular products. The specificity of algal - bacterial interaction. *Limnol. Oceanogr.*, 28: 1131-1143.
- BELL W.H. (1986). Bacterial utilization of algal extracellular products. 2. A kinetic study of natural populations. *Limnol. Oceanogr.*, 25: 1021-1033.
- BERLAND B.R., BONIN D.J., DURBEC J.P., MAESTRINI S.Y. (1976). Bactéries hétérotrophes aérobies prélevées devant le delta du Rhône. III. Utilisation potentielle de différents substrats organiques comme source de carbone. *Hydrobiologia*, 50: 3-10.
- CHROST R.J., FAUST M.A. (1983). Organic carbon release by phytoplankton : its composition and utilisation by bacterio-plankton. *J. Plankton Res.*, 5.
- FEUILLADE M., DUFOUR Ph., FEUILLADE J., PELLETIER J.P. (1986). Excrétion de carbone organique par le phytoplancton lémanique. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 48: 17-33.
- HOBBIE J.E., WRIGHT R.T. (1965). Bioassay with bacterial uptake Kinetics glucose in freshwater. *Limnol. Oceanogr.*, 10(3): 471-474.
- JEWSON D.H., DOKULIL M. (1982). Adenylate energy charge measurements on freshwater microbial studies. *J. Ecol.*, 70: 595-606.
- JONES J.G., SIMON B.M., CUNNINGHAM C.R. (1983). Bacterial uptake of algal extracellular products : an experimental approach. *J. app. bacteriol.*, 54: 355-365.
- KATO K. (1985). Seasonal observations of heterotrophic activity and active bacterial number in Lake Constance. *Arch. Hydrobiol./suppl.* 66, 3: 309-319.
- MEFFERT M.E., OVERBECK J. (1979). Regulation of bacterial growth by algal release products. *Arch. Hydrobiol.*, 87: 118-121.
- MILLERIOUX G. (1976). Contribution à l'étude du lac d'Aydat (Puy-de-Dôme). Thèse de 3ème cycle, Université de Clermont II, 107 pp..
- PEDROS-ALIO C., BROCK T.D. (1982). Assessing biomass and production of bacteria in eutrophic lake Mendota, Wisconsin. *Appl. Environ. Microbiol.*, 44: 203-218.
- STEEMAN - NIELSEN E. (1952). The use of radioactive carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Explor. mer.*, 18: 117-140.
- WRIGHT R.T. (1978). Measurement and significance of specific activity in the heterotrophic bacteria of natural waters. *Appl. Environ. Microbiol.*, 32: 297-305.
- WRIGHT R.T. (1966). Use of glucose and acetate by bacteria and algae in aquatic ecosystems. *Ecology*, 17: 447-461.